

Hvad bestemmer fiskenes biodiversitet i danske søer?

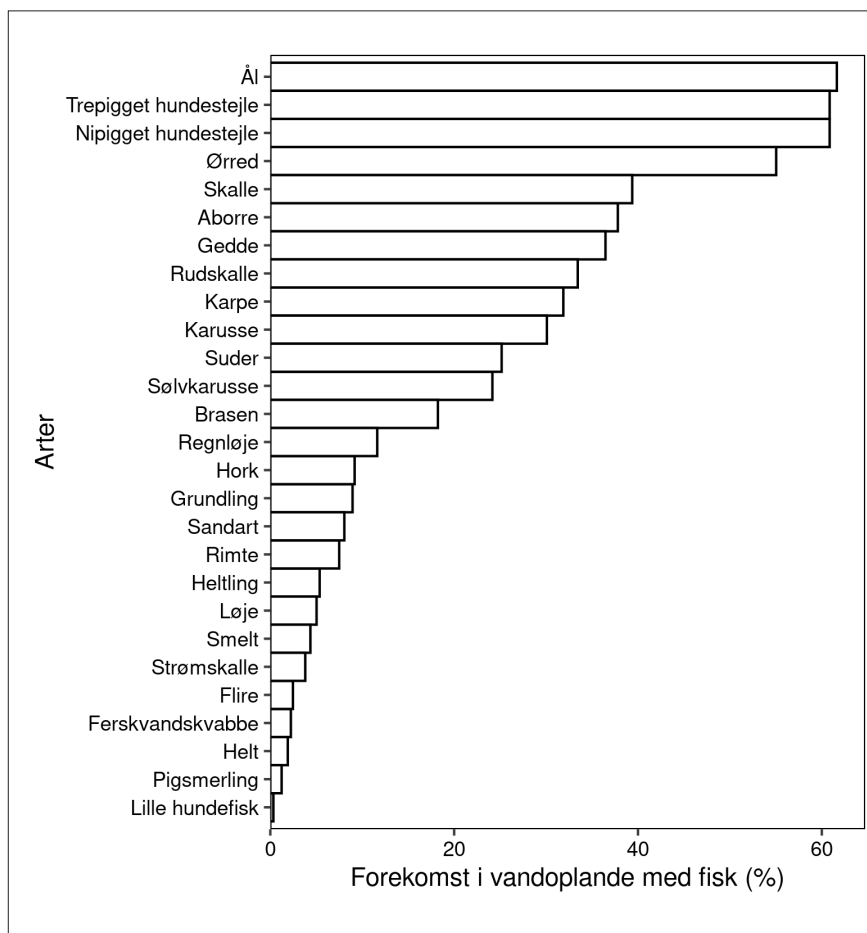
De danske søer rummer i alt 27 fiskearter, når man ser bort fra hybrider og eksotiske arter. Søerne rummer fra ingen og op til 13 arter. Til sammenligning er der omkring 100 arter af undervandsplanter og adskillige hundrede arter af smådyr i danske søer. Alligevel taler tusindtallige lystfiskeres passion og fiskenes nøglerolle i søernes økologi for, at vi nøje vurderer fiskerigdommen, og hvad der regulerer den. Hvad betyder søernes placering i vandplande, og er der forskel på fiskerigdommen mellem nye og naturlige søer?

KENNETH THORØ MARTINSEN, EMIL KRISTENSEN, LARS BAASTRUP-SPOHR, THEIS KRAGH, MARTIN SØNDERGAARD, ERIK JEPPESEN, HENRIK CARL & KAJ SAND-JENSEN

Oplandets artsrigdom

Søer ligger i vandplande, som danner de hydrologiske grænser for ferskvandsorganismer. Vi har sammenstillet data for artsrigdommen af fisk i 1723 sådanne oplande, som tilsammen dækker 90 % af Danmarks areal /1/. Vi har valgt at se nærmere på vandplande, fordi søerne både bidrager til deres samlede fiskerigdom og måske er søerne forbundet til vandløbssystemet i oplandet via ind- og udløb, som fiskene kan have spredt sig ad i fortiden og fortsat kan gøre det i dag.

Søer er omgivet af en ugæstfri landjord. Hvilket betyder at fiskene på mange måde kan sidestilles med landlevende arter på øer omgivet af et ugæstfri hav. Arters chancer for at nå frem til søen, eller øen, og overleve på lang sigt afhænger af kilder til rekruttering af arter udefra. De forhold afspejler både chancen for, at arterne når frem til søen og de efterfølgende kan opbygge en tilstrækkelig levedygtig bestand, som på sigt kan overleve tilfældige eller voldsomme miljøbetingede svingninger i



Figur 1. Forekomsten af 27 fiskearter primært knyttet til søer i 894 danske vandplande, hvor der er registreret fisk (kilde: www.fiskeatlas.dk, NOVANA og egne data).

fiskebestandens størrelse /2/.

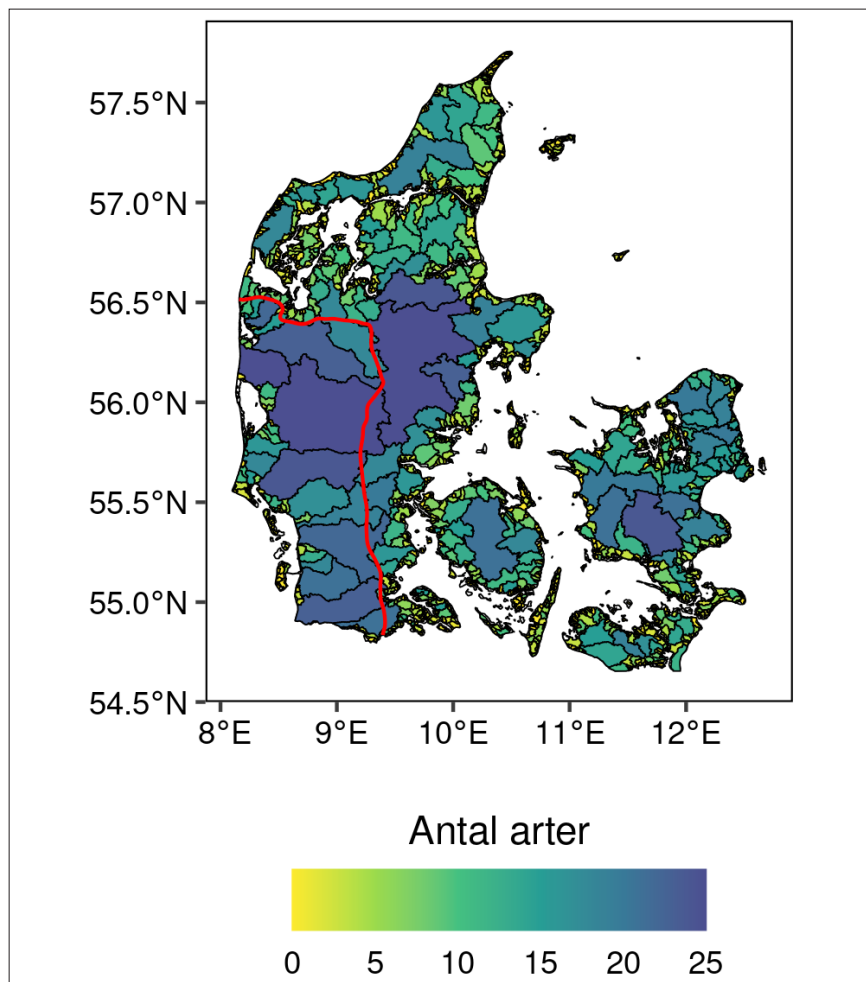
Uddør en art lokalt, er det vigtigt, at der fortsat eksisterer gode spredningsveje, der gør det muligt for arter at genindvandre. For fisk er det sandsynligvis særlig vigtigt, at de kan overleve andre steder i oplandet for på ny at svømme frem til søen, da fiskeæg vanskelig spredes af fx fugle /3/.

Der er i alt 27 danske fiskearter, som primært er knyttet til søer, her er der ikke medtaget hybrider eller eksotiske arter, som sandsynligvis er sat ud, og heller ikke arter som elritse, stalling og laks, da disse udelukkende er knyttet til strømmende vand (figur 1). Omvendt lever mange primære søarter såsom aborre, gedde og skalle også i vandløb, og de kan derfor godt optræde i oplande uden søer.

Gudenå og Skjern Å er de to største og fiskerigeste oplande herhjemme med hver 25 fiskearter (figur 2). Det er dog værd at bemærke, at også to mindre vestjyske oplande, Vonåen og Stadil Sø opnår det samme høje artstal, så antallet af arter er ikke alene et spørgsmål om areal. Det laveste antal arter findes i en lang række meget små kystnære oplande med fravær af søer, hvor der ikke findes nogen eller meget få fiskearter. Nogle arter trækker op i ferskvand for at gyde (anadrome), eksempelvis ørred, eller omvendt yngler i havet (katakrome), eksempelvis ål, mens en række arter som skalle, aborre og gedde med flere, tåler lavere saltholdigheder, hvilket giver dem mulighed for at bevæge sig mellem oplande i lavsaline områder i fjordene og indre danske farvande.

Det er derfor som forventet, at det samlede søareal i oplandet og en lav saltholdighed ved oplandets udløb begge bidrager positivt til en højere fiskerigdom. Høj saltholdighed ved udløbet skaber omvendt en saltbetinget barriere for spredningen af mange ferskvandsfisk både nu og tidligere (figur 3). Det er nok her vi skal finde svaret på den høje artsrigdom i Von Å-systemet og Stadil fjord, der jo hænger sammen med det rige Skjern Å-system via den lavsaline Ringkøbing fjord. I perioder med oversvømmelser eksisterer der særligt gode muligheder for, at fiskene kan sprede sig vidt og bredt omkring i oplandet, hvis oversvømmelser sker med ferskvand og ikke som en pludselig oversvømmelse med saltvand, der tværtimod kan tage livet af ferskvandsfiskene /4/.

Selvom fiskeæg kan overleve passage gennem fugles maver /3/, er denne spredningsmekanisme ikke påvist for danske arter, og normalt formoder man, at fiskeæg flyttes omkring af fuglene ved, at de klæber til selve fuglene eller til fx vandplanter, som fuglene flytter omkring. Dette må dog være af langt mindre betydning for artstallet end fiskenes



Figur 2. Danmarks kort over fiskerigdommen i 1723 vandoplande farvelagt fra gult (lavt artstal) til mørkeblå (højt artstal). Den røde linje angiver isens maksimale fremstød under sidste istid.

muligheder for selv at nå frem til søen ad vandvejen. Sådan var det dengang, søen først blev koloniseret, men også siden hvis den blev rekoloniseret, når en art uddøde pga. af ugunstige forhold, såsom udtørring, omfattende iltsvind, eller omstændigheder der forhindrer overlevelse af ny yngel flere år i træk. I den sammenhæng giver store søer og flere søer i oplandet en bedre sikkerhed for fiskenes overlevelse, fordi risikoen for omfattende miljøkatastrofer er lavere, når fiskebestandene er større samtidigt med, at risikoen for uddøen er spredt ud på flere søer (figur 3). Oplande med et stort søareal og sammenhængende vandveje øger altså chancerne for, at fiskearterne kan overleve på trods af svære tider. En alternativ, og i mange tilfælde ganske sandsynlig spredningsmekanisme er menneskers flytning af fisk.

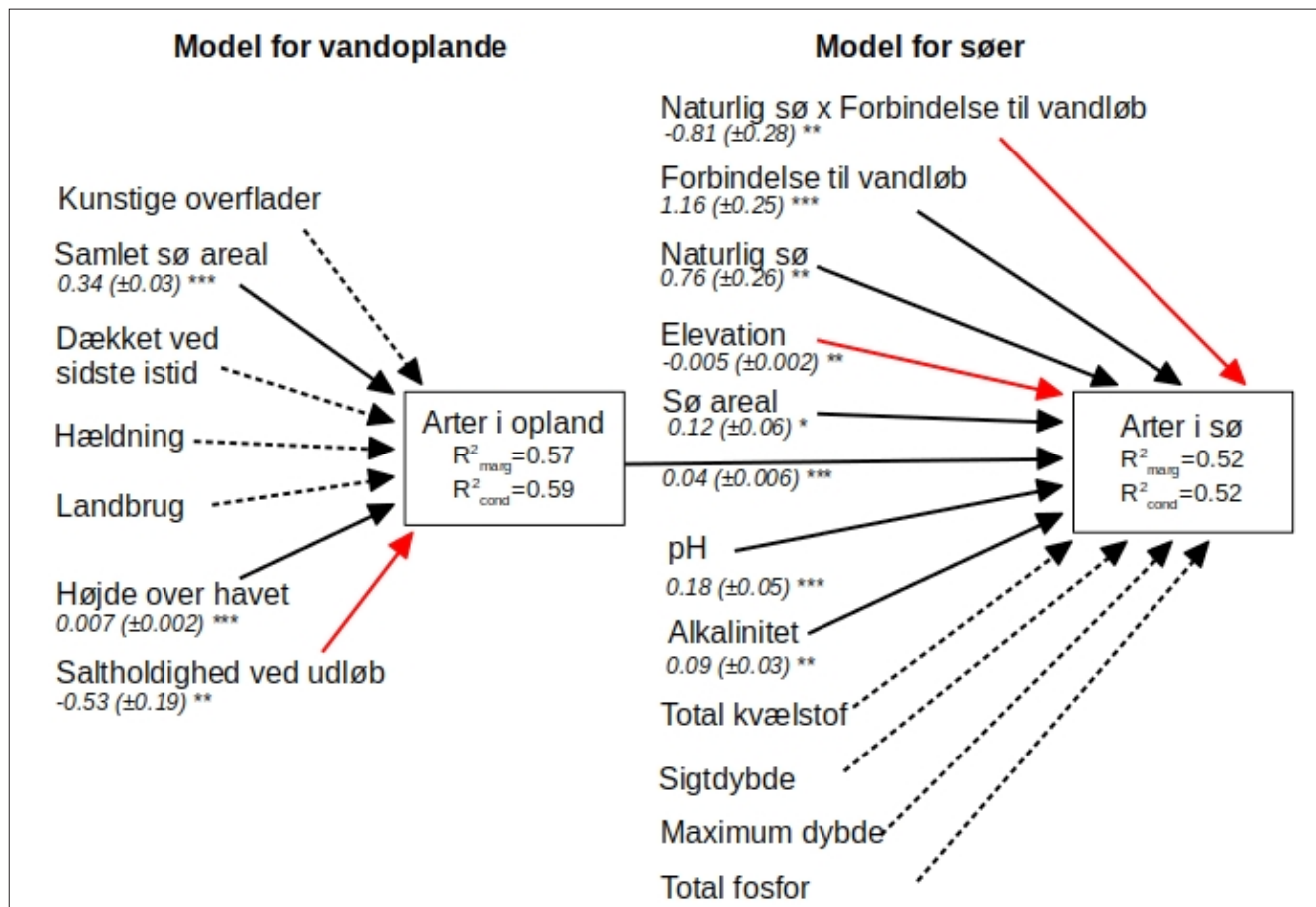
Fiskerigdommen i enkelt søer

Vi analyserede fiskenes artsrigdom i 193 naturlige søer og 34 nye søer med en alder mellem 0 og 99 år. Ganske som ventet var der flere fiskearter i større søer og i søer med vandforbindelse til andre søer (figur 3). Op-

lande med flere arter bidrager også positivt til de enkelte søers artsrigdom.

Sammenhængen mellem artsrigdommen og søarealet kendes fra stort set alle organisme-grupper. Større søer har gennemgående flere levesteder. Større søer er ofte dybere og udvikler et springlag om sommeren, som tilbyder forskellige levesteder i det varme overfladelag, i springlaget eller i det kolde bundvand. Små lavvandede søer rummer omvendt en større risiko for både bundfrysning under isvintre og hel eller delvis udtørring under sommertørke, og i sådanne hede somre er vandtemperaturen høj og risikoen for iltsvind større /5/. Om sommeren ved opblomstring af fytoplankton kan der også optræde høje pH-værdier på 9-10 og øget risiko for ammoniakforgiftning, når ligevægten mellem ammonium og ammoniak forskydes mod ammoniak. Under sådanne forhold er det vigtigt, at fiskene kan søge tilflugt i køligere tilløb med lavere pH.

Søer med høj alkalinitet stabiliserer til dels pH til omkring 8 ved ligevægt, hvilket er gunstigt for fiskene (figur 3). Lav-alkaliske søer med pH under 7 og helt ned til pH 5 har færre



Figur 3. Analyse ('piecewise structural equation model') af forskellige faktorerers sammenhæng med artstallet af fisk i vandoplande (til venstre) og i enkelte søer (til højre). Sorte og røde pile viser henholdsvis positive og negative sammenhænge. Optrukne og stiplede linjer angiver henholdsvis signifikante og ikke signifikante sammenhænge.

Signifikansniveauer er angivet på tre niveauer: * <math><0.05</math>, ** <math><0.01</math>, og *** <math><0.001</math>).

arter. Lav pH stiller øgede fysiologiske krav til fiskenes ionregulering og især fiskeæg og yngel tåler lav pH dårligt.

Lidt overraskende fandt vi dog ingen sammenhæng mellem artsrigdommen og søernes eutrofiering knyttet til indholdet af næringsstoffer. Man har påvist en negativ effekt på artsrigdommen i udenlandske søer med en større forskel i næringsbelastning /6/. Så måske skyldes vores resultat, at langt de fleste danske søer er blevet eutrofierede, og de meget få søer som har undgået det, gennemgående er små lav-alkalisk isolerede søer med lav pH, hvor artsantallet er lavt af disse grunde. Med til historien hører også, at Danmark har ret få fiskearter og de fleste er ret hårdføre.

Naturlige søer og nye søer

De nye søer var gennemgående mere lavvandede og næringsrige end naturlige søer. De nye søer er ofte oprettet som engsøer i landbrugslandet eller råstofgrave i grusrige områder og mangler oftere kontakt til vandløb end naturlige søer. Samlet huser de nye søer færre fiskearter end de naturlige søer, men den forskel forsvinder, når der tages hensyn

til, om søerne er en del af et vandløbssystem, eller ej (figur 4). Artstallet af fisk er nemlig for såvel naturlige som nye søer markant højere, når de har kontakt til andre søer via et vandløbssystem frem for at være isolerede. De intensive studier ved Filsø, som gennemløbes af et større vandløb, viser på samme måde en indvandring af arter fra de omkringliggende søer i løbet af få år /7/.

Det er åbenbart, at nye søer, som er i kontakt med vandløb allerede efter få år opnår et højt artstal. Det er altså ikke alderen i sig selv, men derimod muligheder for indvandring via en vandforbindelse til vandløb og andre søer, som er afgørende for artstallet. Selv naturlige søer med en moden alder har markant færre arter, når de er isolerede.

Det er tydeligt, at de almindeligste arter – skalle, aborre, gedde, rudskalle, brasen – er de samme i nye og i naturlige søer. Ål er meget tidligt på plads, og optræder hyppigt i nye søer. Hvis fiskemetoderne er velegnede og indsatsen er tilstrækkelig stor, fanger man sandsynligvis ål alle steder. Ålen spreder sig nemlig effektivt selv i fugtig vegetation og er dermed mindre afhængig af vandløbskontakt. Guldfisk, sikkert udsat fra havebassiner, er

hyppigere i nye end i naturlige søer, mens hork til gengæld optræder med markant lavere hyppighed i nye end i naturlige søer /1/.

Generelle mønstre

Flest fiskearter i store vandoplande og i store søer med gode forbindelser svarer til vores forventninger fra biodiversitetsstudier af andre artsgrupper i vand og på land. Fiskearterne er også som forventet få i danske søer sammenlignet med store gamle tropiske søer som eksempelvis Malawi, Tanganyika og Victoria søerne, hvor der lever flere hundrede stærkt fødespecialiserede arter alene blandt cichliden.

Puljen af fiskearter i danske søer er næppe mættet. Indvandringen efter sidste istid, der udraderede næsten alle søer og tilknyttede arter, på nær de få i Sydvestjylland, er ikke tilendebragt, og vi kan også godt forvente, at nye arter dukker op især pga. udsætninger. Naturlig indvandring vil især skulle ske via vandvejene, og danske søer har ikke direkte forbindelse til søer syd for os, hvor indvandring i givet fald kunne ske via fælles forbindelse af vandløb til Østersøens brakvand. Til sammenligning kan insekter selv flyve frem og

vandplanter flyttes ret effektivt af fugle.

Den fundne positive effekt af lav saltholdighed ved oplandenes udløb i havet dækker over deres forskellige geografiske fordeling, idet fisk i oplande med udløb til den salte Nordsø møder en saltbarriere, hvis de forsøger at bevæge sig til et naboopland via havet, mens fisk i oplande med udløb til den brakke Østersø kan svømme til nabooplande via kystvandene uden at møde farligt høje saltholdigheder. Aborre, gedde, brasen, rimte og skalle opholder sig gerne i de lavsaline kystområder i Køge Bugt og der findes deciderede brakvandsbestande af gedde og aborre længere mod syd i Præstø Fjord og Smålandshavet samt i den indre del af Østersøen /8/.

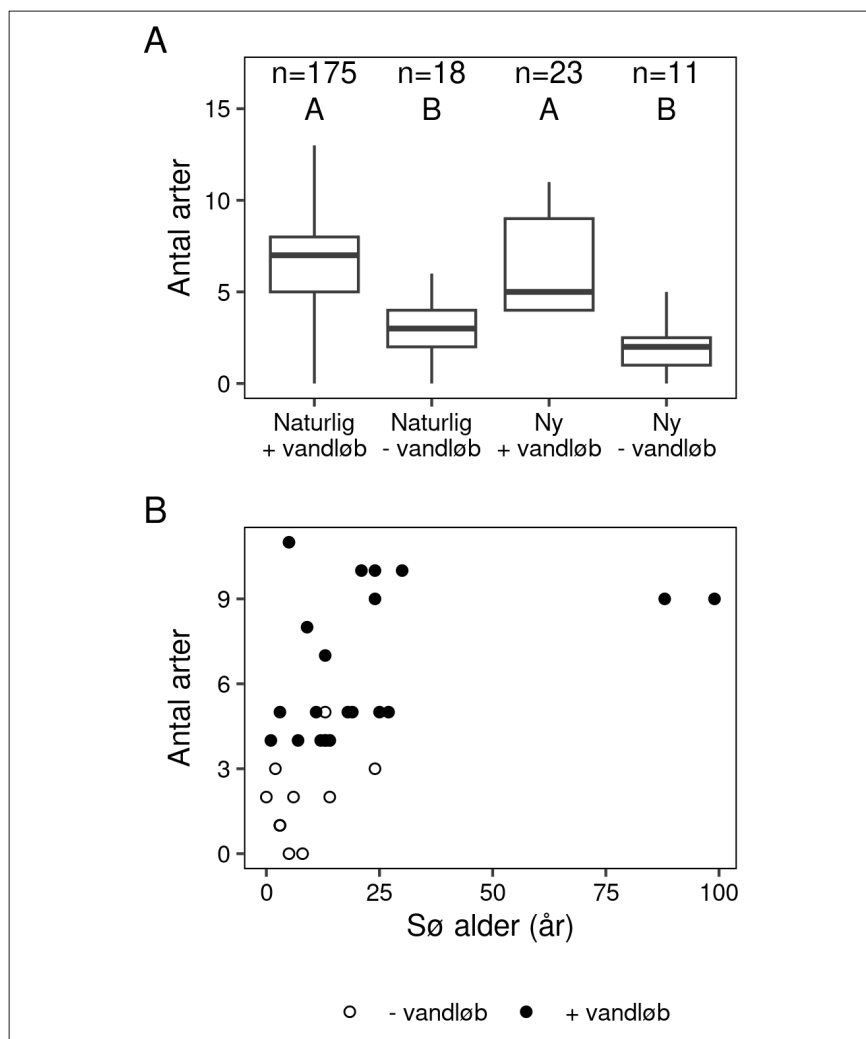
Vores mest markante resultat er nok, at der lever markant færre fiskearter i isolerede søer end i søer, der er i kontakt med vandløb og andre søer. Det forhold er langt mere udslagsgivende end om søer er nye eller er naturlige søer af høj alder. Nye søer opnår således allerede efter få år en biodiversitet af fisk, som svarer til deres størrelse og tilknytning eller fravær af forbindelse til vandnetværk. Arter som karpe og ørred udsættes både med og uden godkendelse fra myndighederne i nye søer. Det kunne være en ide at overveje bevidst udsætning af sjældne og truede oprindelige danske fiskearter i isolerede nye søer som råstofgravene, hvor stor dybde og iltholdigt køligt bundvand kunne tilgodese specielle arter.

Tak

Tak til Aage V. Jensen's Naturfond for bevilling til hovedansøger Kaj Sand-Jensen til undersøgelser af Danmarks nye søer. Denne artikel udnytter information i artiklen Martinsen et al. (2023) /1/.

Referencer

- /1/ Martinsen, K. T., Kristensen, E., Bastrup-Spohr, L., Søndergaard, M., Carl, H., Jeppesen, E., Sand-Jensen, K., & Kragh, T. (2023). Environmental predictors of lake fish diversity across gradients in lake age and spatial scale. *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.14090>
- /2/ MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton University Press.
- /3/ Lovas-Kiss, Á., Vincze, O., Löki, V., Pallér-Kapusi, F., Halasi-Kovács, B., Kovács, G., Green, A. J., & Lukács, B. A. (2020). Experimental evidence of dispersal of invasive cyprinid eggs inside migratory waterfowl. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 15397–15399. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004805117>
- /4/ Carl, H., & Møller, P. R. (Eds.). (2012). *Atlas over dan-*



Figur 4. A) Artsrigdommen af fisk i fire forskellige søtyper – naturlige søer med og uden forbindelse til et vandløbssystem og tilsvarende for nye søer – alle vist som boksplot, hvor boksen strækker sig fra 25–75% af observationerne og stolperne går fra minimum til maksimum; n er antal søer. Forskellige bogstaver angiver signifikante forskelle ved parvis sammenligning mellem søtyper. B) Artstallet i nye søer med forbindelse til et vandløbssystem (sorte punkter) og uden sådan forbindelse (åbne punkter) som funktion af søalder.

- ske ferskvandsfisk. Statens Naturhistoriske Museum.
- /5/ Martinsen, K.T., Kragh, T. & Sand-Jensen, K. Carbon dioxide fluxes of air-exposed sediments and desiccating ponds (2019). *Biogeochemistry*, 144, 165–180. <https://doi.org/10.1007/s10533-019-00579-0>
 - /6/ Jeppesen, E., Peder Jensen, J., Søndergaard, M., Lauridsen, T., & Landkildehus, F. (2000). Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 45, 201-218. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00675.x>
 - /7/ Kristensen, E., Sand-Jensen, K., Kragh, T., Martinsen, K. T., Bastrup-Spohr, L., Søndergaard, M., Jeppesen, E. (2020). Fisk i nye søer. *Vand & Jord*, 4, 156-160.
 - /8/ Birnie-Gauvin, K., Birch Højrup, L., Kragh, T., Jacobsen, L., Aarestrup, K. (2019). Getting cosy in freshwater: Assumed to be brackish pike are not so brackish after all. *Ecology of Freshwater Fish*, 28, 376–384. <https://doi.org/10.1111/eff.12460>

KENNETH THORØ MARTINSEN er Post doc ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet. Email: kenneth.martinsen@bio.ku.dk

THEIS KRAGH er lektor ved Syddansk Universitet. Email: tkragh@biology.sdu.dk

MARTIN SØNDERGAARD er seniorforsker ved Ecoscience, Aarhus Universitet. Email: ms@ecos.au.dk

ERIK JEPPESEN er professor ved Ecoscience, Aarhus Universitet. Email: ej@ecos.au.dk

HENRIK CARL er videnskabelig medarbejder ved Statens Naturhistoriske Museum, Københavns Universitet. Email: hcarl@snm.ku.dk

EMIL KRISTENSEN er konsulent hos NIRAS. Email: eemmill32@gmail.com

LARS BAASTRUP-SPOHR er adjunkt ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet. Email: lbaastrupspohr@bio.ku.dk

KAJ SAND-JENSEN er professor ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet. Email: ksandjensen@bio.ku.dk